

DOCUMENTO ORIGINAL Hacia una evaluación de múltiples procesos y servicios del ecosistema a través de rasgos funcionales Francesco de Bello • Sandra Lavorel • Sandra Di´az • Richard Harrington • Johannes HC Cornelissen • Richard D. Bardgett • Matty P. Berg • Pablo Cipriotti • Christian K. Feld • Daniel Hering • Pedro Martins da Silva • Simon G. Potts • Leonard Sandin • José Paulo Sousa • Jonathan Storkey • David A. Wardle • Paula A. Harrison Recibido: 18 de noviembre de 2009 / Aceptado: 31 de marzo de 2010 / Publicado en línea: 10 de abril 2010 Springer Science + Business Media BV 2010 Resumen La gestión de los ecosistemas para garantizar la provisión de múltiples servicios ecosistémicos es un desafío clave para la ecología aplicada. Los rasgos funcionales reciben cada vez más atención como los principales atributos ecológicos por los cuales diferentes organismos y comunidades biológicas influyen en los servicios del ecosistema a través de sus efectos en los procesos del ecosistema subyacente. Aquí sintetizamos conceptos y evidencia empírica sobre los vínculos entre los rasgos funcionales y los servicios del ecosistema a través de diferentes niveles tróficos. La mayoría de los 247 estudios revisaron F. de Bello (&) S. Lavorel Laboratoire d'Ecologie Alpine, UMR CNRS 5553, Université Joseph Fourier, 38041 Grenoble Cedex 9, Francia correo electrónico: fradebello@ctfc.es S. Di´az MBIV (CONICET-UNC) y FCEFYN, Universidad Nacional de Córdoba, Casilla de Correo 495, 5000 Córdoba, Argentina R. Harrington J. Storkey Departamento de Ecología de Plantas e Invertebrados, Rothamsted Research, Harpenden, Herts AL5 2JQ, Reino Unido JHC Cornelissen MP Berg Instituto de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias de la Tierra y la Vida, Universidad VU Amsterdam, 1081 HV Amsterdam, Países Bajos RD Bardgett Instituto de Ciencias Ambientales y Naturales, Suelo y Ecosistema Ecología, Universidad de Lancaster, Lancaster LA1 4YQ, Reino Unido P Cipriotti Cátedra de Métodos Cuantitativos Aplicados, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, C1417DSE Buenos Aires, Argentina CK Feld D. Hering Zoología aplicada / Hidrobiología, Facultad de Biología y Geografía, Universidad de Duisburg-Essen, 45117 Essen, Alemania P. Martins da Silva JP Sousa IMAR-CIC, Departamento de Zoología, Universidad de Coimbra, 3004-517 Coimbra, Portugal 123 Biodivers Conserv (2010) 19: 2873-2893 DOI 10.1007 / s10531-010-9850-9 consideró plantas e invertebrados del suelo, pero se han documentado asociaciones cuantitativas de servicios de rasgos para una variedad de organismos y ecosistemas, lo que ilustra la amplia aplicabilidad del enfoque de rasgos. Dentro de cada nivel trófico, los procesos específicos se ven afectados por una combinación de rasgos, mientras que los rasgos clave particulares participan simultáneamente en el control de múltiples procesos. Estas asociaciones múltiples entre los rasgos y los procesos del ecosistema pueden ayudar a identificar grupos de rasgos de servicio predecibles que dependen de varios niveles tróficos, como los grupos de rasgos de plantas y organismos del suelo que subyacen en el ciclo de nutrientes, la herbivoría y la producción de forraje y fibra. Proponemos que la evaluación de los grupos de características y servicios representará un paso crucial en el monitoreo de los servicios del ecosistema y en el equilibrio de la entrega de servicios múltiples, y a veces conflictivos, en la gestión del ecosistema. Palabras clave Funcionamiento del ecosistema Diversidad funcional Indicadores Comunidades multitróficas Biodiversidad vegetal, animal y microbiana Introducción El reciente énfasis en los servicios ecosistémicos como moneda para valorar los ecosistemas y promover su uso sostenible (Millennium Ecosystem Assessment 2005) ha llamado la atención sobre las formas en que los diferentes organismos contribuyen a la prestación de servicios ecosistémicos (Kremen 2005; Di´az et al. 2007; Suding et al. 2008; Luck et al. 2009). Si bien la demanda actual de servicios ecosistémicos está creciendo rápidamente (Beier et al. 2008; Loring et al. 2008; Carpenter et al. 2009), persiste la incertidumbre sobre cómo gestionar la provisión de servicios ecosistémicos múltiples y,

a veces, conflictivos. La forma en que se enfrentan estos desafíos jugará un papel importante en la determinación del futuro ecológico, económico y cultural del planeta (Bennett y Balvanera 2007). La capacidad de un ecosistema para proporcionar múltiples servicios, primero, consiste en asignar propiedades relevantes del ecosistema a cada servicio e identificar qué organismos, o grupos de organismos, controlan estas propiedades (Bengtsson 1998; Kremen 2005). Luego, es necesario identificar las características y mecanismos clave por los cuales estos organismos afectan las propiedades del ecosistema (Grime 2001; Eviner y Chapin 2003; Hooper et al. 2005; Luck et al. 2009). Esta tarea se lleva a cabo en un número creciente de estudios, como los que identifican los roles funcionales de los polinizadores (Kremen et al. 2007), grupos de plantas particulares como fijadores de nitrógeno (Spehn et al. 2002), ingenieros de suelos o sedimentos (Wardle et al. 2004; Boyero et al. 2007) y diferentes grupos microbianos y faunísticos del suelo (Bailey et al. 2002; Heemsbergen et al. 2004; Wall 2004). Además, los estudios empíricos y las síntesis tienen el Centro SG Potts para la Investigación Agroambiental, Universidad de Reading, Reading, Berks RG6 6AR, Reino Unido, Departamento de Evaluación Ambiental de L. Sandin, Universidad Sueca de Ciencias Agrícolas, Box 7050, 750 07 Uppsala, Suecia DA Wardle, Departamento de Ecología y Manejo Forestal, Universidad Sueca de Ciencias Agrícolas, 901-83 Umeå, Suecia PA Harrison Environmental Change Institute, Oxford University Centre for the Environment, Oxford OX1 3QY, Reino Unido 2874 Biodivers Conserv (2010) 19: 2873-2893 123 identificaron rasgos funcionales (Cuadro 1) como el mecanismo clave por el cual las especies individuales (Luck et al. 2009) y grupos de especies (Lavorel y Garnier 2002; Di'az et al. 2004, 2007; Hooper et al. 2005) influyen propiedades del ecosistema Por lo tanto, existe un consenso cada vez mayor de que la cuantificación del tipo, rango y abundancia relativa de los rasgos funcionales en las comunidades bióticas (Cuadro 1) puede contribuir en gran medida a la evaluación y gestión del servicio del ecosistema (Petchey y Gaston 2006; Di'az et al. 2007 ; Fox y Harpole 2008). Sin embargo, los estudios y conceptos relevantes están dispersos en la literatura y en todas las disciplinas (Eviner y Chapin 2003; Heemsbergen et al. 2004; Hooper et al. 2005). En particular, como los procesos ecosistémicos relevantes para los servicios ecosistémicos importantes a menudo se asocian con las actividades de los organismos en varios niveles tróficos (Bardgett y Wardle 2003; Kremen et al. 2007), los enfoques de rasgos en todas las disciplinas deben integrarse. Esta revisión asume estos desafíos y es el primer estudio que compila y sintetiza la información dispersa disponible que conecta los rasgos funcionales a través de diferentes grupos de organismos con una amplia gama de procesos y servicios del ecosistema. Va más allá de las síntesis anteriores de los efectos de la biodiversidad en los procesos del ecosistema (Hooper et al. 2005; Balvanera et al. 2006; Cardinale et al. 2006; Kremen et al. 2007) al introducir el concepto de rasgo - Cuadro 1 Terminología relacionada con los rasgos funcionales Rasgo funcional: una característica de un organismo, que tiene vínculos demostrables con la función del organismo. Como tal, un rasgo funcional determina la respuesta del organismo a las presiones (rasgo de respuesta) y sus efectos en los procesos o servicios del ecosistema (rasgo de efecto). Se considera que los rasgos funcionales reflejan adaptaciones a la variación en el entorno físico y biótico y compensaciones (ecofisiológicas y / o evolutivas) entre diferentes funciones dentro de un organismo. En las plantas, los rasgos funcionales incluyen rasgos morfológicos, ecofisiológicos, bioquímicos y de regeneración, incluidos los rasgos demográficos (a nivel de la población). En los animales, estos rasgos se combinan con los rasgos de la historia de vida, el comportamiento y el hábito de alimentación Grupo funcional: una colección de organismos con conjuntos similares de atributos funcionales concurrentes. Los grupos se

asocian tradicionalmente con respuestas similares a factores externos y / o efectos en los procesos del ecosistema. Un grupo funcional a menudo se denomina "gremio", especialmente cuando se refiere a animales, p. los tipos de alimentación de organismos acuáticos que tienen la misma función dentro de la cadena trófica. Componentes de los efectos de los rasgos: los efectos de los rasgos en los procesos y servicios del ecosistema están mediados por el tipo, rango y abundancia relativa de atributos funcionales en una comunidad determinada. Estas dimensiones se conocen colectivamente como "diversidad funcional" (Di'az y Cabido 2001; Di'az et al. 2007) y pueden cuantificarse por diferentes componentes. Los componentes más utilizados son los "rasgos dominantes" en una comunidad y la "divergencia funcional" entre sus miembros. Rasgos dominantes: la hipótesis de la relación de masa (Grime 1998) establece que los rasgos de las especies dominantes en una comunidad (las que representan la mayor parte de la biomasa en su nivel trófico) ejercen un efecto clave en muchos procesos del ecosistema. Los rasgos dominantes en una comunidad se pueden estimar mediante diferentes medidas, como el valor medio del rasgo ponderado en una comunidad (el valor del rasgo promedio en una comunidad ponderado por la abundancia relativa de la especie o población, que lleva cada valor; Garnier et al. 2007) o, simplemente, como la abundancia relativa de grupos funcionales dados (por ejemplo, la abundancia de especies fijadoras de nitrógeno). Divergencia funcional (o rango de rasgos): el grado de disimilitud funcional en los valores de rasgos dentro de la comunidad. Esto se puede expresar a través de varias métricas, incluida la divergencia funcional (Mason et al. 2005) y el número de grupos funcionales (es decir, riqueza funcional: Di'az y Cabido 2001; Balvanera et al. 2006). La divergencia funcional, al enfatizar la presencia de una variedad de valores de rasgos funcionales, puede verse vinculada al "efecto de complementariedad de nicho" (que también incluye la facilitación), es decir, donde las diferencias ecológicas entre especies conducen a una utilización más completa de los recursos (Trenbath 1974; Tilman et al. 1997). Aunque a veces este componente también se define como "diversidad funcional" (Hooper et al. 2005; Petchey y Gaston 2006; Leps? Et al. 2006) no debe confundirse con el concepto de diversidad funcional tal como lo definen Di'az y Cabido (2001) y Di'az et al. (2007), que incluye más componentes y efectos de rasgos (ver arriba). Para más detalles ver Harrington et al. (2010) Biodivers Conserv (2010) 19: 2873–2893. 2875 123 grupos de servicios, que resultan de las múltiples asociaciones entre rasgos y servicios a través de diferentes niveles tróficos. La identificación de grupos consistentes de rasgos y servicios podría mejorar en gran medida nuestra comprensión teórica y nuestra capacidad para gestionar la biodiversidad para la prestación de múltiples servicios ecosistémicos. Recopilación de datos. Recopilamos literatura revisada por pares publicada hasta 2007 que documenta los vínculos entre los rasgos funcionales y los servicios del ecosistema, y ??los procesos subyacentes del ecosistema, para la gama más amplia posible de organismos y disciplinas. Solo tratamos estudios que consideraron explícitamente rasgos funcionales y / o grupos funcionales de organismos, y excluimos publicaciones que simplemente informaron los efectos de la diversidad o composición de especies. La encuesta de literatura incluyó: (i) una búsqueda en ISI Web of Science usando varias palabras clave ('' ecosistema * servicio * '', '' ecosistema * proceso * '', '' ecosistema * función * '', rasgo *, gremio *, '' diversidad funcional '', '' hipótesis de relación de masa '', '' complementariedad de nicho ''); las mismas palabras clave también se combinaron con servicios y procesos individuales específicos del ecosistema); y (ii) una compilación de estudios basados ??en el conocimiento específico de la literatura de los diferentes autores cuya experiencia cubre colectivamente una amplia gama de organismos y ecosistemas. Esto permitió la inclusión en la base de datos de aquellos estudios que realmente cumplen con los criterios de

revisión pero que no mencionan explícitamente las palabras clave anteriores. En general, en la compilación de datos final, el número de estudios inicialmente considerados se restringió luego en función de diferentes criterios: solo se consideraron aquellos estudios que demostraron asociaciones estadísticamente significativas entre rasgos y procesos y / o servicios del ecosistema, en base a datos cuantitativos (en lugar de declaraciones verbales). Estos filtros claramente restringieron el número de estudios considerados, dentro del número encontrado en la literatura, a aquellos que ilustran un efecto de los rasgos en un proceso de ecosistema dado. Por lo tanto, la frecuencia de las asociaciones de características de servicio informadas es una primera indicación de su relevancia (es decir, con qué frecuencia se encontró que una relación dada era estadísticamente significativa), así como de la facilidad de obtener mediciones asociadas o la prevalencia de la hipótesis a partir de literatura. En este enfoque, la magnitud de cada relación rasgo-proceso no se tuvo en cuenta para evitar comparaciones sesgadas entre diferentes enfoques metodológicos en diferentes estudios y también porque esto a menudo no se indicó explícitamente. También se evitó el doble recuento de una determinada relación rasgo-proceso basada en la misma evidencia experimental. Somos conscientes de que, muy probablemente, nuestra revisión no incluye todos los estudios existentes en la literatura sobre el vínculo entre los rasgos y las funciones del ecosistema. Sin embargo, estamos seguros de que es el primer y más completo intento de sintetizar esta información muy dispersa. Incluso si pudiera faltar un número limitado de estudios, estamos convencidos de que es una excelente representación del conocimiento que está disponible en la literatura. Al identificar las asociaciones de rasgos y servicios, seguimos un enfoque de dos etapas. Los rasgos se asociaron primero con determinados procesos del ecosistema y luego se identificaron procesos únicos o múltiples asociados con diferentes servicios del ecosistema (Qué'tier et al. 2007; Apéndice). Este enfoque fue necesario para abordar la gran mayoría de los estudios que muestran los efectos de los rasgos en los procesos del ecosistema que controlan los diferentes servicios del ecosistema, pero que no mencionan explícitamente la relevancia de los rasgos para los servicios del ecosistema (cuyo concepto es más reciente que gran parte de la literatura más antigua que consideramos). Aunque los vínculos entre los procesos y servicios del ecosistema no siempre son triviales, los servicios del ecosistema y sus cambios pueden estimarse razonablemente mediante un conjunto de procesos específicos que se miden rutinariamente en estudios ecológicos (Chan et al. 2006; Di'az et al. 2007). Por ejemplo, Qué'tier et al. 2876 *Biodivers Conserv* (2010) 19: 2873-2893 123 (2007) mostró que los servicios ecosistémicos identificados por las partes interesadas, como la producción de forraje y el mantenimiento de la fertilidad del suelo, pueden asociarse con procesos específicos del ecosistema, como la biomasa vegetal y la producción de basura. , flujos de agua del suelo y velocidad de descomposición de la basura. En nuestro enfoque, también combinamos las categorías de servicios ecosistémicos 'reguladores' y 'de apoyo' identificados por la Evaluación de Ecosistemas del Milenio (2005) porque, en la mayoría de los casos, no era posible una distinción objetiva clara entre las dos categorías (ver, por ejemplo, Brauman et al. al. 2007). Luego, los procesos ecológicos como la herbivoría y la dispersión de semillas, inicialmente reconocidos en la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio como servicios del ecosistema, se consideraron aquí como procesos del ecosistema que afectan varios servicios (por ejemplo, control biológico, descomposición, producción de alimentos; ver también Carpenter et al. 2009) . En total, se compilaron 247 referencias que documentan los efectos del rasgo en las propiedades del ecosistema en una base de datos (base de datos original disponible a pedido; consulte el Apéndice para obtener resultados detallados) en la que cada entrada (fila) se clasificó

de acuerdo con 10 criterios (columnas): (1) naturaleza del estudio (una revisión o publicación de datos primarios); (2) la categoría del servicio del ecosistema evaluado (aprovisionamiento, servicios culturales y de regulación / apoyo); (3) el servicio específico del ecosistema evaluado; (4) el proceso del ecosistema subyacente al servicio; (5) el nivel de organización en el que se evaluaron los rasgos (es decir, especies, grupos funcionales, toda la comunidad; ver los detalles a continuación y el Cuadro 1); (6) los rasgos específicos; (7) si los rasgos se evaluaron en combinación con otros rasgos o individualmente; (8) la relación de los rasgos con los procesos y servicios del ecosistema (un aumento en el valor / abundancia del rasgo mejoró o fue perjudicial para el proceso, o la relación no fue identificable); (9) los organismos que prestan el servicio; y (10) el tipo de ecosistema. Los 247 estudios dieron como resultado una base de datos con 548 entradas porque los estudios que evaluaban múltiples combinaciones de rasgos y servicios se incluyeron como filas múltiples (ya que, a menudo, los estudios detectan los efectos de más de un rasgo en un proceso de ecosistema dado). Para el nivel de organización en el que se documentaron los efectos de los rasgos funcionales (criterio 5) distinguimos diferentes categorías: (5a) rasgo de especie; (5b) grupo funcional (Cuadro 1); (5c) rasgo dominante de la comunidad, es decir, rasgos localmente abundantes o grupos funcionales que resultan en diferentes efectos del ecosistema (Grime 1998; Di'az et al. 2007; Garnier et al. 2007; Cuadro 1); y (5d) rango de rasgos comunitarios, que incluye estudios que analizan los efectos de la divergencia funcional (según lo definido por Mason et al. 2005; Leps? et al. 2006) o la riqueza del grupo funcional (Di'az y Cabido 2001; Hooper et al. 2005 ; Balvanera et al.2006; ver Cuadro 1). Estas cuatro categorías no eran exclusivas; por ejemplo, un caso que considere la riqueza del grupo funcional aparecería en la tabla bajo los niveles de grupo funcional (5b) y rango de rasgos (5d). Vínculos entre rasgos y servicios: difusión de la evidencia existente Se han documentado relaciones entre rasgos y servicios para una variedad de organismos y ecosistemas (Fig. 1). Estos resultados muestran el estado de la investigación y el sesgo existente hacia ecosistemas y organismos específicos, por lo tanto, destacan las áreas para las que aún existe la mayor necesidad de investigación. La mayoría de las asociaciones comprobadas de servicios de rasgos corresponden a comunidades de plantas y, en menor medida, a organismos y ecosistemas de suelo y agua dulce. Dentro de los grupos de organismos, se han reportado varios rasgos, principalmente rasgos estructurales en las plantas (por ejemplo, forma de crecimiento de la planta, química del tejido, morfología de la hoja, tamaño y arquitectura de la copa), rasgos ecofisiológicos en microbios y rasgos de comportamiento en animales (hábito de alimentación, tipo de sustrato, anidación actividad, movilidad, nicho ambiental y temporal; Apéndice). Se han identificado rasgos estructurales fácilmente medibles para las plantas, lo que permite a Biodivers Conserv (2010) 19: 2873-2893 2877 123 la producción de listas cortas de rasgos clave y protocolos estandarizados para evaluarlos (Cornelissen et al. 2003). Sin embargo, tales listas cortas necesitan más progreso para otros organismos, como la fauna del suelo (Faber 1991; Bradford et al. 2002; Rutgers et al. 2009), microbios del suelo (Heemsbergen et al. 2004), agua dulce y ecosistemas marinos (Dole'dec et al. 1999; Gerino et al. 2003) y polinizadores (Kremen et al. 2007; Moretti et al. 2009). Las características morfológicas de los animales más frecuentemente asociadas con propiedades particulares del ecosistema fueron el tamaño corporal, la tasa de crecimiento relativa y la estructura mandibular (Apéndice). Los procesos que se informaron con mayor frecuencia como asociaciones subyacentes entre rasgos y servicios fueron las tasas de descomposición y mineralización, retención de nutrientes y sedimentación, productividad primaria neta (en los casos de forraje y fibra), evapotranspiración y

herbivoría (Apéndice, Fig. 2). La evaluación de otros procesos y servicios del ecosistema, y especialmente los de aprovisionamiento y culturales, se ha basado en enfoques de rasgos funcionales en un grado mucho menor (Apéndice). Si bien también se está acumulando evidencia de relaciones basadas en rasgos para estos servicios (Turpie y Joubert 2004; Qué'tier et al. 2007), se necesita más investigación al respecto.

Componentes de los efectos de rasgos Los efectos de rasgos funcionales en los procesos del ecosistema se informaron con mayor frecuencia a los niveles de grupos funcionales y valores de rasgos dominantes en una comunidad, seguidos de aquellos que evalúan los rasgos de especies individuales (Fig. 3). Los estudios que muestran un efecto significativo del rango de valores de rasgos presentes en una comunidad (por ejemplo, riqueza de grupo funcional y divergencia funcional; Recuadro 1) en los servicios del ecosistema fueron menos comunes y se referían principalmente a procesos basados en la productividad primaria, el ciclo de nutrientes, la polinización y particularmente su mantenimiento a través del tiempo (es decir, estabilidad y resistencia; sensu Leps et al. 1982). El bajo número de estudios que documentan los efectos del rango de valores de rasgos en comparación con los que indican los efectos de los rasgos o grupos funcionales dominantes sugiere, en principio, más apoyo para la relación de masa. Fig. 1 Distribución de información de relación rasgo-servicio por organismo y tipo de sistema (se muestra el número, es decir, el número y el porcentaje de entradas en la base de datos como se encuentra en la literatura; tenga en cuenta que cada estudio registrado podría generar más de una entrada en la base de datos, consulte 'Recopilación de datos'). Las entradas no incluidas en la categorización del sistema (figura derecha; 15% del número total de entradas) se refieren a estudios de metanálisis 2878 Biodivers Conserv (2010) 19: 2873-2893 123 hipótesis (Grime 1998; Garnier et al. 2007) que para la hipótesis de complementariedad de nicho (Trenbath 1974; Tilman et al. 1997; Recuadro 1). Sin embargo, no se pueden sacar conclusiones definitivas hasta que se evalúen los roles comparativos de estos dos componentes en un gran número de estudios, incluidos organismos distintos de las plantas. En general, nuestra revisión apoya el desarrollo de marcos que incorporan diferentes dimensiones funcionales de la biodiversidad en las evaluaciones de servicios de los ecosistemas (Di'az et al. 2007; Mokany et al. 2008). Se podría establecer una relación direccional clara entre los rasgos funcionales y la prestación de servicios (ya sea un efecto beneficioso o perjudicial de los rasgos dados) en la mayoría de los casos considerados (69%; Apéndice). La relación fue más compleja en los casos restantes, por ejemplo, cuando se mostraron efectos significativos de los rasgos sin una especificación clara en cuanto a su dirección (por ejemplo, cuando se informaron los efectos de la composición del grupo funcional sin explicar qué grupo en particular estaba asociado principalmente con un proceso dado). La relevancia de estos efectos direccionales de los rasgos puede tener implicaciones importantes para la gestión del ecosistema (ver más abajo en "Gestión de agrupaciones y compensaciones de servicios"). Fig. 2 Distribución de la información de la relación rasgo-servicio por los procesos del ecosistema evaluados. El eje cuantitativo se refiere al número de entradas en la base de datos (escala logarítmica). * Servicios culturales no proporcionados directamente por un solo proceso del ecosistema Biodivers Conserv (2010) 19: 2873-2893 2879 123 Múltiples asociaciones de rasgos y servicios Dentro de los grupos de organismos, las combinaciones de rasgos clave fueron importantes para controlar una gama de procesos y servicios del ecosistema (Apéndice). En particular, la química y la morfología de las hojas, la arquitectura del dosel y las raíces en las plantas, el tamaño del cuerpo y el hábito de alimentación en los invertebrados del suelo (Fig. 4), parecieron influir simultáneamente en una gama de servicios del ecosistema. Si bien la idea

del control simultáneo de una combinación de rasgos en un proceso dado se ha sugerido previamente para las plantas (Grime et al. 1997; Lavorel y Garnier 2002; Eviner y Chapin 2003; Di'az et al. 2004, 2007) el concepto podría ampliarse aún más y aplicarse a través de niveles tróficos y servicios ecosistémicos. De hecho, solo el 45% de los casos consideró el efecto combinado de varios rasgos en la prestación de servicios del ecosistema y solo el 2% consideró más de un nivel trófico (principalmente plantas junto con polinizadores, invertebrados del suelo o microbios). Por lo tanto, la comprensión de los vínculos múltiples entre rasgos y servicios debería beneficiarse enormemente de una mayor investigación sobre las consecuencias funcionales de las combinaciones de rasgos multitróficos en la prestación de servicios ecosistémicos. La evaluación de los servicios de múltiples ecosistemas: identificación de grupos de rasgos y servicios Se puede lograr un progreso en la gestión de la provisión de servicios de múltiples ecosistemas mediante la identificación de grupos de servicios relacionados con el medio ambiente (Bennett y Balvanera 2007). Las múltiples asociaciones entre rasgos y servicios (Apéndice, Fig. 4) ofrecen una oportunidad única para desarrollar dicho enfoque, al permitir la evaluación de los efectos bióticos combinados en la entrega simultánea de múltiples servicios. Para ilustrar tal identificación de los grupos de rasgos y servicios y sintetizar los conceptos principales que emergen de esta revisión, sometimos nuestra base de datos a un análisis multivariado (Fig. 5). Los resultados de este análisis de ninguna manera son aplicables a la gestión de ecosistemas dados, ya que provienen de estudios realizados en diferentes hábitats y contextos. Aún así, ilustran cómo las combinaciones de los niveles de la Fig. 3 en los que los estudios recopilados evaluaron la relación entre los rasgos y los servicios del ecosistema (ver "Recopilación de datos" y el Cuadro 1 para más detalles). No. = número de entradas en la base de datos 2880 Biodivers Conserv (2010) 19: 2873-2893 123 rasgos funcionales a través de niveles tróficos controlan la provisión de múltiples servicios ecosistémicos y pueden usarse para identificar grupos de rasgos-servicios. Se deben desarrollar y validar enfoques similares en hábitats y regiones particulares para identificar grupos de características y servicios consistentes que sean relevantes para el manejo del ecosistema (ver la siguiente sección). En nuestro ejemplo, se pueden identificar varios grupos de rasgos y servicios, destacando el alcance y la amplitud actual de conocimiento sobre las asociaciones de rasgos y servicios. El análisis discriminó los servicios de polinización y biocontrol proporcionados por invertebrados y rasgos de plantas (lado derecho de la Fig. 5), del servicio de purificación de agua mediado por una gama de organismos acuáticos (abajo a la izquierda) y un tercer grupo de funciones mucho más grande y servicios asociados (arriba a la izquierda). Los dos primeros grupos son intuitivos para la mayoría de los ecólogos y destacan la utilidad de someter múltiples asociaciones de rasgos y servicios, como por ejemplo mediante análisis multivariados. El tercer grupo reveló cómo diversas características de las plantas y los organismos del suelo muestran una estrecha relación con el ciclo del carbono y los nutrientes (a través de los efectos sobre el secuestro y la descomposición del carbono), la herbivoría y la productividad, por un lado, y el flujo de agua y la formación de suelo y sedimentos, por el otro. Se están acumulando ejemplos que muestran fuertes asociaciones entre rasgos de diferentes tipos de organismos en el control de una gama de procesos y servicios (Berg et al. 2001; Wall 2004; Kremen et al. 2007), especialmente para los rasgos de plantas y organismos del suelo que subyacen al ciclo de nutrientes. , herbivoría y producción de forraje y fibra (Bardgett y Wardle 2003; Cornelissen et al. 2003; Di'az et al. 2004; Fig. 4 Rasgos de plantas e invertebrados más comúnmente reportados y su participación en la prestación de servicios de ecosistemas múltiples. Mayor espesor de flecha para una determinada

relación rasgo-servicio indica asociaciones con más entradas en la base de datos (es decir, más asociaciones estadísticamente significativas encontradas en la literatura). La evaluación dentro de este marco de asociación de múltiples rasgos-servicios con datos de campo se cree que reduce las incertidumbres en la gestión de ecosistemas multifuncionales. Área foliar específica de SLA. * El tamaño del cuerpo a menudo puede estar relacionado con la diferencia en el hábito de alimentación. ** El estético El valor de tic se refiere a múltiples servicios culturales vinculados a la custodia del territorio Biodivers Conserv (2010) 19: 2873-2893 2881 123 Hattenschwiler y Gasser 2005). Estos ejemplos representan un primer paso hacia la integración de múltiples efectos de rasgos en los niveles tróficos. Gestión de agrupaciones y compensaciones de servicios Nuestra revisión tiene como objetivo mostrar el potencial de múltiples agrupaciones de rasgos y servicios como base para la gestión práctica del ecosistema y la toma de decisiones. En esta sección, consideraremos los patrones que emergen de la base de datos y las referencias específicas en la literatura encuestada para ilustrar tres aplicaciones potenciales de los grupos de rasgos y servicios: gestionar las compensaciones de servicios asociados a los rasgos (1) dentro de un nivel trófico y (2) a través de múltiples niveles tróficos; (3) monitorear grupos de servicios a diferentes escalas espaciales. Destacamos las futuras direcciones de investigación necesarias para crear, validar y lanzar marcos de monitoreo de servicios ecosistémicos a la luz de estos patrones. Grupos de rasgos-servicios dentro de un nivel trófico El primer conjunto de ejemplos demuestra, para un nivel trófico dado, el potencial de los grupos de rasgos-servicios para permitir el monitoreo y la gestión de las compensaciones de servicios ecosistémicos. En particular, los grupos de características de servicio subyacen posibles asociaciones positivas o negativas entre servicios dependiendo de las mismas características funcionales. Los tipos de vegetación dados, es decir, caracterizados por diferentes rasgos de plantas, tienen efectos beneficiosos en algunos servicios y efectos perjudiciales en otros (Chan et al. 2006; Nelson et al. 2009). Por ejemplo, es probable que la misma configuración de rasgos en las comunidades de plantas que mejora la producción de forraje reduzca el carbono del suelo. Fig. 5 Asociación entre rasgos y procesos del ecosistema, incluyendo diferentes tipos de organismos. Utilizando el análisis de correspondencia de tendencia (DCA), los procesos del ecosistema (casos) se ordenaron en función de los rasgos (variables). Los procesos del ecosistema (círculos completos) que son similares en términos de los rasgos que los predicen (diferentes símbolos para rasgos de diferentes organismos) aparecen cerca uno del otro en el plano de ordenación (en DCA, la proximidad de dos puntos refleja contingencia). Solo se consideraron los procesos con [10 entradas en la revisión (véase también la Fig. 2). Los ejes DCA 1 y 2 explican el 25 y el 14% de la variabilidad total, respectivamente; la ordenación se ejecutó en CANOCO 4.5 (Leps? y S? milauer 2003 para más detalles). No todos los rasgos se muestran por razones de claridad (los rasgos que se muestran son aquellos que mostraron las mayores cargas en DCA) 2882 Biodivers Conserv (2010) 19: 2873-2893 123 secuestro (Wardle et al. 2004; Dijkstra et al. 2006; Klumpp et al. . 2009) y podría obstaculizar los servicios relacionados con valores estéticos y culturales (Hodgson et al. 2005; Qué'tier et al. 2007). Patrones similares emergen de otros sistemas donde los rasgos funcionales clave están asociados con múltiples funciones del ecosistema (Engelhardt 2006 para plantas acuáticas; Seeber et al. 2006 para descomponedores; Wojdak y Mittelbach 2007 para herbívoros). En este contexto, es evidente a partir de nuestro ejercicio que, si bien los servicios prestados por varios rasgos clave a menudo coincidían, la dirección y el número de asociaciones estadísticamente significativas encontradas para cada asociación rasgo-servicio variaron (por ejemplo, el Apéndice, Fig. 4), proporcionando un primer indicación

de la relevancia general del rasgo. Si bien estas observaciones aún no se han probado dentro de diseños experimentales comparables utilizando una metodología estandarizada para mediciones de rasgos (por ejemplo, Wardle et al. 1998; Garnier et al. 2007), abren una nueva área de investigación en la interfaz de la ciencia del cambio de tierras y la ecología fundamental. . En la actualidad, por ejemplo, los estudios que cuantifican explícitamente la influencia relativa de varios rasgos en múltiples funciones del ecosistema son extremadamente raros (pero ver Di´az et al. 2007; Mokany et al. 2008).

+
+
+
+
+

parte 2

Preveamos que evaluar los múltiples enlaces direccionales entre rasgos y servicios representará una herramienta clave para cuantificar la prestación de servicios ecosistémicos. Para lograr activamente este objetivo, se deben desarrollar nuevos enfoques de análisis de datos. Idealmente, si consideramos la figura 4 como un grupo hipotético de rasgos asociados con un conjunto de servicios para un ecosistema dado, entonces el análisis de datos debería evaluar tanto la dirección como el alcance de las asociaciones de rasgos con servicios específicos del ecosistema. Esto le daría a las flechas en la figura la capacidad de representar la fuerza estadística de una relación característica-servicio dada. El enfoque (Fig. 4) puede expandirse aún más considerando cómo los diferentes componentes de los efectos del rasgo (p. Ej., "Rasgos dominantes" y "divergencia funcional", véase el recuadro 1) subyacen a una determinada asociación de rasgo-servicio. Este análisis debería conducir a retener el conjunto más parsimonioso de factores bióticos y abióticos que están asociados con grupos de servicios relacionados. Los primeros análisis en esta dirección muestran cómo los rasgos pueden respaldar en gran medida la predicción de múltiples servicios de los ecosistemas en el contexto del cambio de la cobertura del suelo (Di´az et al. 2007). Se deben desarrollar y validar enfoques similares en diferentes hábitats y regiones para analizar grupos de características y servicios consistentes que sean relevantes para el manejo del ecosistema. Grupos de rasgos y servicios a través de niveles tróficos El segundo conjunto de ejemplos explora el potencial de expandir los análisis de grupos de rasgos y servicios a través de los niveles tróficos (ver ejemplos en el Apéndice y la Fig. 5). La Figura 4 también podría proporcionar un marco analítico básico para probar los efectos relativos de múltiples rasgos a través de niveles tróficos en los servicios del ecosistema. Hasta la fecha, los pocos estudios existentes muestran que los rasgos actúan principalmente sinérgicamente o como una "cascada" a través de los niveles tróficos. Los efectos predominantemente sinérgicos ocurren cuando los servicios del ecosistema están determinados por la acción combinada de dos o más niveles tróficos. Por ejemplo, los procesos relacionados con la fertilidad del suelo y el secuestro de carbono se ven afectados por la composición funcional de las plantas y la fauna del suelo (Hattenschwiler y Gasser 2005; Zimmer et al. 2005). Además, la polinización está regulada por la interacción de rasgos de plantas e insectos (Fontaine et al. 2006; Albrecht et al. 2007). En cascadas multitróficas, un nivel trófico altera la composición funcional de un nivel trófico asociado, modificando así la entrega de un servicio dado. Por ejemplo, los cambios en la proporción de plantas ribereñas o especies de macrófitas funcionalmente diferentes pueden alterar notablemente la composición funcional de las trituradoras de hojas, lo que genera cambios en la purificación del agua y los servicios relacionados con el tipo y la abundancia de peces (Graca 2001; Meerhoff et al. 2003) Tales

consecuencias de los rasgos de los organismos de un nivel trófico en otros niveles tróficos, y las consecuencias netas de esto para la prestación de servicios del ecosistema, podrían demostrarse mediante Biodivers Conserv (2010) 19: 2873–2893 2883 123 demostrando al probar los efectos de múltiples organismos. En particular, el análisis de ruta podría aplicarse para proporcionar estimaciones de la magnitud y la importancia de las conexiones causales hipotéticas entre los niveles tróficos y los servicios del ecosistema. Grupos de rasgos-servicios a través de escalas espaciales Finalmente, el tercer conjunto de ejemplos analiza el potencial de los grupos de rasgos-servicios para mejorar la cuantificación de los servicios de los ecosistemas en diferentes escalas espaciales, que actualmente todavía carece en gran medida (Millennium Ecosystem Assessment 2005; Chan et al. 2006; Beier et al. 2008; Nelson et al. 2009). Para mejorar la gestión de múltiples servicios de los ecosistemas e informar las decisiones sobre el uso de la tierra, es necesario considerar la escala espacial en la que los efectos bióticos están actuando principalmente. Nuestra revisión destaca que la fuerza de las asociaciones de características de servicio puede depender de la escala espacial en la que operan las características de efecto y en la que se prestan los servicios. Por ejemplo, los rasgos foliares se informaron con mayor frecuencia en relación con los servicios a escalas más pequeñas (es decir, la fertilidad local), mientras que los servicios a mayor escala, como la regulación del agua y el clima, se vincularon con mayor frecuencia con los rasgos del dosel (Fig.4). Esta observación merece más atención para cerrar la brecha entre las evaluaciones locales y regionales de la prestación de servicios ecosistémicos (por ejemplo, Chan et al. 2006; Beier et al. 2008; Nelson et al. 2008, 2009). También refuerza el caso para probar la fuerza relativa de múltiples asociaciones de rasgos y servicios, de acuerdo con el marco presentado en la Fig. 4.

Conclusiones El impacto de los cambios de la biodiversidad en la prestación de servicios del ecosistema puede evaluarse identificando las características clave a través de las cuales los organismos afectan el ecosistema propiedades. Nuestro estudio indica que el tipo, el rango y especialmente la abundancia relativa de rasgos funcionales en las comunidades bióticas ejercen un control significativo sobre los diferentes servicios del ecosistema en una gama de organismos y ecosistemas. Aunque la evidencia hasta ahora está sesgada hacia ecosistemas particulares, niveles tróficos y servicios, el enfoque es lo suficientemente flexible como para aplicarse más ampliamente. Nuestros hallazgos también indican que varios rasgos individuales afectan simultáneamente la prestación de múltiples servicios, y que los servicios individuales a menudo dependen de múltiples rasgos, lo que resulta en grupos de rasgos y servicios asociados. Estos grupos pueden proporcionar una base común para administrar comunidades biológicas y para la provisión de paquetes de servicios. Un importante desafío conceptual y metodológico restante se debe al hecho de que es probable que existan compensaciones y retroalimentaciones positivas o negativas dentro de estos grupos, p. a través de servicios conflictivos que están asociados con rasgos funcionales similares. Dado que los procesos y servicios del ecosistema dependen de la acción combinada de diferentes organismos, nuestra comprensión de los vínculos entre los rasgos y los servicios también se beneficiaría de una mayor investigación sobre las interacciones funcionales entre los diferentes niveles tróficos.

Agradecimientos Este trabajo fue apoyado por la Acción de Coordinación RUBICODE (Racionalización de la Conservación de la Biodiversidad en Ecosistemas Dinámicos) financiada bajo el Sexto Programa Marco de la Comisión Europea (Contrato No. 036890). Agradecemos los comentarios críticos de John Haslett, Fabien Quéty y varios revisores anónimos. Petr S? Milauer proporcionó sugerencias constructivas sobre el ejemplo multivariante. Apéndice Ver Tabla 1. 2884 Biodivers Conserv (2010) 19:

2873-2893 123 Tabla 1 Especies y rasgos relacionados con diferentes servicios del ecosistema (categorías modificadas de la Evaluación de Ecosistemas del Milenio 2005) y procesos subyacentes MEA cat. Servicios Procesos Organismos Efectos de rasgos Reguladores y de apoyo (458) Fertilidad del suelo y ciclo de nutrientes (177) Descomposición y mineralización, movilización de nutrientes (177) (signo que se refiere al efecto sobre la descomposición o mineralización, a menos que se indique) Terr. plantas (102) Composición de la forma de crecimiento (efectos múltiples; p. ej., ¿leguminosas, plantas hemiparasitarias?), diversidad de la forma de crecimiento (mayor absorción de nutrientes con mayor diversidad en términos de, p. ej., forma de vida, profundidad de la raíz, capacidad fotosintética, capacidad de fijación de nitrógeno), rasgos de la hoja (p. ej., LDMC -, lignina -, N?, SLA?, tenacidad -), capacidad lábil C (-), capacidad de fijación de N (?), diversidad de la hojarasca (?) y cantidad de hojarasca (efectos múltiples), asociación con arbuscular hongos micorrícicos (?), ácidos orgánicos de raíz (efectos múltiples), longitud de raíz y biomasa (efectos múltiples en la respiración y movilización de nutrientes), tamaño (-), contenido de terpeno (-), tiempo de floración (floración tardía -), química tisular (N?, Lignina -) Detritívoros y macrofauna del suelo (55) Tamaño del cuerpo (?), Actividad de excavación (?), Diversidad en el tipo de sustrato, historial de vida y efectos de las especies en los procesos del suelo (?), Hábito de alimentación y ecomorfología (múltiple efectos), RGR (?) Microbios (9) Diversidad (?) y composición en términos de metabolismo-s tipo de ubstrate (efectos múltiples para, p. organismos celulolíticos versus no celulolíticos) Briofitos y líquenes (6) Asociación con bacterias fijadoras de nitrógeno (?), intercambio catiónico (-), fenólicos (-), tamaño y potencial de desecación (efectos múltiples), pH del tejido (?) Invertebrados acuáticos (? 4) Potencial de bioturbación (efectos múltiples para trituradoras, quironómidos, decápodos, caddisflies), tasa de excreción de mejillones (?) Macrófitos (1) Forma de crecimiento de macrófitos (efectos múltiples) Regulación del agua (53) Evapotranspiración (23) Terr. plantas (23) Densidad y tamaño del dosel (?), área de la hoja (?), composición de la forma de crecimiento (efectos múltiples; p. ej. plantas anuales versus plantas perennes, vasculares versus no vasculares, leñosas versus gramíneas, C4 versus C3), fenología (verano período de crecimiento activo?), profundidad de la raíz (? pero también -), conductancia estomática (?) Biodivers Conserv (2010) 19: 2873-2893 2885 123 Tabla 1 continuación MEA cat. Servicios Procesos Organismos Efectos de rasgos Infiltración / mantenimiento de la humedad del suelo (11) Terr. vasc. plantas (6) Densidad y tamaño del dosel (?), composición de la forma de crecimiento (efectos múltiples), cantidad de hojarasca (?) Lombrices de tierra (3) Tamaño del cuerpo (?), hábito de alimentación (efectos múltiples para lombrices de tierra endógenas, anecicas y epigenicas) Castores (1) Comportamiento del edificio (?) Briofitas (1) Tamaño (efectos múltiples) Flujo de agua superficial / escorrentía (19) Terr. vasc. plantas (6) Complejidad y tamaño del dosel (-), diversidad de forma de crecimiento (-) y composición de la forma de crecimiento (efectos múltiples basados ??en el ciclo de vida y la forma de vida) Lombrices de tierra (5) Tamaño del cuerpo (-), posición del suelo / hábito de alimentación (múltiple efectos para las lombrices de tierra endógenas, anecicas y epigenicas) Termitas (4) Actividad de excavación (-) Hormigas (3) Tipo de anidación (efectos múltiples) capacidad de remoción de suelo (-) Castores (1) Comportamiento del edificio (-) Purificación de agua (52) Retención de nutrientes / sedimentos (43) Macrófitos (12) RGR (?), Raíz: brote (?), Tamaño y ocupación del espacio (?), SLA (?), Macrófitos sumergidos (?) Fauna béntica (11) Diversidad (?) y composición en hábitos alimenticios y potencial de bioturbación (efectos múltiples para trituradoras, quironómidos, decápodos, moscas caddis) Peces (6) Hábitos alimenticios

(efectos múltiples para piscívoros / zooplanktivores) Terr. vasc. plantas (6) Descomponibilidad (-), diversidad de forma de crecimiento (?) y composición de forma de crecimiento (efectos múltiples), área foliar (?) Microbios (4) Diversidad (?) y composición en términos de tipo de sustrato metabolim (efectos múltiples para organismos celulolíticos y nitrificadores) Caracoles (2) Composición del hábito de alimentación (efectos múltiples) Castores (1) Comportamiento del edificio (-) Briófitos (1) Calidad de la camada (efectos múltiples dependiendo del contenido de N, intercambio catiónico, fenólicos) 2886 Biodivers Conserv (2010) 19: 2873-2893 123 Tabla 1 continuación MEA cat. Servicios Procesos Organismos Efectos del rasgo Mejillones (1) Tamaño del cuerpo (?) Regulación del oxígeno en el agua (8) Caracoles (3) Diversidad (?) Y composición en los hábitos de alimentación (efectos múltiples) Fauna béntica (2) Potencial de bioturbación (efectos múltiples) Acuático plantas (3) Pérdida de oxígeno (?), composición de forma de crecimiento (efectos múltiples), RGR (?) Biocontrol (44) Control herbívoro (27) Plantas (24) Química tisular (N -, ¿taninos fenólicos ?, ¿terpenos ?, lignina? , fibra?), morfología de la hoja (dureza?, tricomas?, SLA -), historia de vida (relación múltiple en términos de fenología y ruderalidad) Líquenes (1) Producción de ácido orgánico (?) Micro-macrofauna del suelo (1) Tamaño del cuerpo (efectos múltiples) Insectos (1) Hábitat de alimentación (es decir, generalistas versus especialistas; efectos múltiples) Regulación de plagas (17) Insectos depredadores (7) Tamaño del cuerpo (?), estado migratorio (?), movilidad (?), voltinismo (?), polifagia (?), capacidad de inanición (?) Nematodos (6) Fecundidad (?), tolerancia al calor (?), movilidad (?), adecuación al símbolo bacterias biatioc (?), virulencia (?) Hongos (4) Capacidad de dispersión (?), fecundidad y tasa de reproducción (?), tolerancia al calor / desecación (?) Regulación climática (40) Secuestro de carbono en la vegetación y el suelo (30) Terr. plantas (20) Tamaño y arquitectura del dosel (p. ej., diámetro del tronco, densidad de la madera en los árboles, altura en secuestro de C en la planta pero en el suelo), diversidad en fenología, nicho sucesivo y forma de crecimiento (?), fenología de floración (tardía floración -), composición de la forma de crecimiento (efectos múltiples en el término, por ejemplo, de resistencia al fuego / evitación, fenología de la hoja, tasa fotosintética, leñosa versus hierbas, vascular versus no vascular), cantidad de hojarasca (efectos múltiples), tamaño de la raíz y nutrientes (raíz N?, RGR?), producción de semillas (?), tejido N (?) Detritívoros (4) Composición en términos de tipo de sustrato metabólico e historial de vida (efectos múltiples) Microbios (3) Composición en términos de tipo de sustrato metabólico (efectos múltiples para, por ejemplo, celulolítico versus no celulolítico) Biodivers Conserv (2010) 19: 2873-2893 2887 123 Tabla 1 continuación MEA cat. Servicios Procesos Organismos Efectos de rasgos Intercambio de calor (10) Terr. plantas Complejidad del dosel (efectos múltiples) composición de la forma de crecimiento (efectos múltiples basados ??en la fenología de la hoja, tasa fotosintética, composición vascular versus composición no vascular) Estabilidad del suelo (22) Prevención de la erosión (19) Terr. plantas (8) Tamaño y arquitectura del dosel (?), forma de crecimiento (efectos múltiples; por ejemplo, plantas vasculares versus no vasculares, leñosas versus gramíneas), profundidad / densidad de la raíz (? pero también -) Detritívoros (7) Tamaño corporal (-; especialmente en lombrices de tierra), forma de crecimiento detritívoro y hábito de alimentación (efectos múltiples para colémbolos, lombrices de tierra, enchytraeids, milpiés) Aislamiento de permafrost (3) Terr. plantas (3) Tamaño y complejidad del dosel (?); composición de la forma de crecimiento (por ejemplo, hierbas versus musgos) Formación de suelo (21) Formación de suelo (21) Macrofauna del suelo (14) Actividad de excavación (?), abundancia y tamaño de lombrices (?), posición del suelo / hábito de alimentación (efectos múltiples) Terr. vasc. plantas (6)

Composición de la forma de crecimiento (efectos múltiples), lignina (-), calidad y cantidad de la hojarasca (efectos múltiples), tamaño y complejidad de la raíz (?) Líquenes (1) Producción de ácido orgánico (?) Polinización (16) Polinización (9) Invertebrados (9) Tamaño del cuerpo (?), Diversidad de hábitos de alimentación (?) Y composición del hábito de alimentación (efectos múltiples para generalistas versus especialistas), rango de forraje (?), Estado migratorio (?), Longitud de la lengua (?) Polinizador disposición (7) Terr. plantas (7) Rasgos de flores (accesibilidad, abundancia, atractivo, densidad, energía del néctar), variedad de tipo de néctar (?) Resistencia a la invasión (15) Persistencia y resistencia del hábitat y procesos (15) Terr. vasc. plantas (13) Diversidad de formas de crecimiento (?) y composición de formas de crecimiento (efectos múltiples basados ??en la capacidad de fijación de N, proporción leñosa: hierba y fenología) Bacterias (1) Tipo de sustrato (efectos múltiples) 2888 Biodivers Conserv (2010) 19: 2873 - 2893 123 Tabla 1 continuación MEA cat. Servicios Procesos Organismos Efectos de rasgos Insectos (1) Herbivory (?) Prevención de riesgos naturales (15) Prevención de riesgos de incendio (11) Terr. vasc. plantas Inflamabilidad (-), forma de crecimiento (efectos múltiples basados ??en la proporción de leñosas, macetas y pastos), contenido de resina, terpeno y aceites (-), poda automática / baja ramificación (?), contenido de materia seca de rama / hoja y área foliar (-) Prevención de deslizamiento de nieve (2) Terr. vasc. plantas Resistencia de la hoja (-) y cantidad de hojarasca (?) Huracanes / resistencia al daño del viento (2) Terr. vasc. plantas Complejidad y tamaño del dosel (efectos múltiples), profundidad de la raíz (?) Control de enfermedades (2) Prevención de alergias (2) Terr. vasc. plantas Enzimas proteolíticas de polen (-), contenido de furocumarina (-) Provisión de hábitat (1) Sucesión de plantas (1) Macrofauna del suelo Múltiples efectos en términos de tamaño corporal y alimentación del gremio Aprovisionamiento (78) Forraje (55) Acumulación de biomasa en pie (49) Terr. vasc. plantas Tamaño del dosel (?), rasgos de las hojas (SLA?, tamaño?, LDMC -, N?, tenacidad -), diversidad (?) y composición de la forma de crecimiento (efectos múltiples basados ??en, por ejemplo, capacidad de fijación de N, fenología) , densidad radicular (?) Consumo y salud del ganado (6) Terr. vasc. plantas Diversidad en compuestos químicos y valor nutricional (?), contenido de N (?), taninos (contenido intermedio?) Producción primaria (12) Acumulación de biomasa en pie (9) Briofitos y líquenes (2) Contenido de clorofila A en líquenes (?) , tamaño (efectos múltiples) Detritívoros (2) Abundancia de lombrices de tierra (?) Macrófitos (2) Forma de crecimiento (efectos múltiples en términos de tipo flotante y de reproducción) Microbios (2) Tipo de sustrato-metabolismo (efectos múltiples en términos de especialización de nicho) Crustáceos (1) Diversidad en fenología (efectos múltiples) Semilla dispersala (3) Escarabajos (2) Explotación de estiércol (?), Tamaño corporal (?) Actividad diel (?) Hormigas (1) Capacidad de forrajear a baja temperatura y sitios perturbados (?) Biodivers Conserv (2010) 19: 2873-2893 2889 123 Tabla 1 continuación MEA cat. Servicios Procesos Organismos Efectos del rasgo Fibra (11) Acumulación de biomasa en pie (11) Terr. vasc. plantas (9) Arquitectura del dosel (tamaño, diámetro, densidad de la madera), diversidad (?) y composición de la forma de crecimiento (efectos múltiples basados ??en la fenología y el estado sucesional) Castores (1) Comportamiento del edificio (-) Insectos (1) Efectos múltiples en términos de composición especialista / generalista Cultural (12) Recreación (8) Pesca (6) Peces (4) Tamaño del cuerpo y RGR (?) Castores (1) Comportamiento del edificio (efectos múltiples) Plantas ribereñas (1) Basado en efectos múltiples sobre crecimiento forma composición Ecoturismo (2) Terr. vasc. plantas (2) Diversidad en el tipo de flor (?), densidad y tamaño de la flor (?) Valores estéticos, culturales y sentido del lugar (4) Acumulación de biomasa en pie y coexistencia de especies

(4) Terr. vasc. plantas Hoja N y resistencia de la hoja (? en valores intermedios) Los números entre paréntesis indican el número de entradas en la base de datos. Dentro de cada categoría de Evaluación de Ecosistemas del Milenio, los servicios de los ecosistemas se ordenan en función del número de entradas en la base de datos. El signo? / - indica la dirección más frecuente (positiva o negativa) de los efectos de los rasgos y la composición de los rasgos en un proceso de ecosistema dado como se encuentra en la literatura. "Múltiples efectos" indica relaciones más complejas Contenido de materia seca de la hoja LDMC, nitrógeno N, área foliar específica de SLA, tasa de crecimiento relativo de RGR, terr. vasc. la dispersión vascular vascular y terrestre puede afectar varios servicios, ver "Recopilación de datos" 2890 Biodivers Conserv (2010) 19: 2873-2893 123